

Supervivencia, crecimiento y dispersión de rametes de *Warszewiczia Uxpanapensis* (= *Elaeagia uxpanapensis*, Rubiaceae), Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes, Costa Rica

Liz Brenes Cambronerol

Recepción: 24 de mayo de 2007. Aprobación: 10 de setiembre de 2007

Resumen

Se estudió la supervivencia y crecimiento de un total de 51 rametes potenciales rp, de *Warszewiczia uxpanapensis* (= *Elaeagia uxpanapensis*, Rubiaceae), especie dominante en el dosel del bosque, en una hectárea de bosque pluvial premontano, con intensidad de muestreo del 100%, en la Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes. La mortalidad media observada fue de 8,4 % promedio anual. Un 3,9 % de los rp lograron independizarse, para probablemente reclutarse después. El crecimiento promedio de los diámetros de los rametes (DAP o DAB, según correspondiera, n: 51), ocurrió de la observación 1 a la 3. Hubo decrecimiento 3 a la 5. El promedio de promedios de crecimiento de diámetros fue de 0,86 cm (DE: 0,15), y una varianza de 0.02. (t student de 0,59, significativa, 15 g.l. $P < 0,05$). La asociación lineal de diámetro y altura fue de r: 0,59, ns (n: 16, $p < 0,05$). Se observaron 15 ramas desprendidas más durante los dos años de estudio, para la formación de los rametes. La distancia media de dispersión calculada por medio de ramas caídas fue de 15,07 m (n: 44, recorrido de 0 a 32 m) y el desvío que esta puede sufrir es de una media de 1,13 m (n: 44, recorrido de 0 hasta 6.05). La correlación entre el volumen de cono truncado de ramas caídas y el número de rametes encontrado fue de r: -0,07 (n= 51, $p < 0,05$, ns) y de volumen de ramas desprendidas y número de anclaje fue de r: -0,005 (ns).

Palabras claves: *Warszewiczia uxpanapensis*, rametes, clones, mortalidad, bosque pluvial premontano.

Abstract

During two years, the survival and growth of 51 *Warszewiczia uxpanapensis* (= *Elaeagia uxpanapensis*, Rubiaceae, a dosel tree) potential ramets (pr) were studied in one hectare pluvial premontane tropical forest in the Alberto Manuel Brenes Biologic Reserve. The ramet annual mortality mean observed was 8.4%. Also 3.9% of the pr became individuals independent. The mean diameter growth occurred from observation 1 to 3. From the observation 3 to 5 the mean diameter decreased. The linear association of diameter and height was r: 0.59, ns (n: 16, $p < 0.05$). 15 branches of *Warszewiczia uxpanapensis* fall down during this research period, for potential ramets formation. The mean dispersion distance was 15.07 m (n: 44, range from 0 to 32 m). The correlation found between biomass of fallen branches and the numbers of ramet/branches was r: -0.07 (n= 51, $p < 0.05$, ns) and the volume of tree fallen branches and numbers of roots that penetrate the soil was r: -0.005 (ns).

Key words: *Warszewiczia uxpanapensis*, ramets, clones, mortality, pluvial premontane tropical forest.

INTRODUCCIÓN

El fenómeno de caída de árboles y ramas es muy importante en los bosques tropicales (Van der Meer y Bongers 1996) y tiene dos tipos de consecuencias, que son la destrucción de la vegetación (la cual reduce la competencia interespecífica) y la mayor penetración de luz. De esta forma, la emergencia de plántulas es estimulada por la luz o, probablemente, los rebrotes son favorecidos y logran desarrollarse.

Estas ventajas son utilizadas por *W. uxpanapensis* (“madroño”) para su propagación vegetativa.

Muchas plantas tienen la habilidad de propagarse asexualmente por crecimiento clonal (Harper 1977). Las plantas clonales permanecen unidas a la planta madre, pero una vez establecidas, las ramas forman unidades potencialmente independientes o rametes

1. Programa de Investigaciones del Bosque Premontano, Sede de Occidente, Universidad de Costa Rica, Apdo. Postal 111-4250, San Ramón, Costa Rica, Fax (506) 2445-7401. [lmbrenes@cariari.ucr.ac.cr]

(Alpert 1996). *W. uxpanapensis* se puede propagar vegetativamente por tallos, árboles o ramas caídas, restos de tocones y rebrotes en fustes de árboles adultos (Brenes y Di Stéfano 2006).

Las especies modulares (aquellas con crecimiento indeterminado) de acuerdo con Begon, Harper y Townsend (1990) pueden tener la capacidad de reproducirse clonalmente, si los meristemos conservan la totipotencia (Begon y Mortimer 1992). Estos últimos autores agregan que este tipo de reproducción tiene repercusiones en su demografía y llega a tener una colonia de plantas fisiológicamente independientes del mismo genotipo, que son potencialmente competidoras. A su vez, esta propagación vegetativa puede provocar distribución agrupada, en plántulas y cambios en la estructura de población (Begon y Mortimer 1992; Brenes y Di Stéfano 2006).

Es frecuente encontrar en las estructuras de población de plantas que la proporción de plántulas y árboles juveniles con respecto a los adultos es muy elevada, como también ocurre con las especies que se propagan por rametes. Esto es debido a que en la mayoría de las especies ocurre una alta mortalidad en plántulas y juveniles, provocada por varios factores.

Sin embargo, la mayoría de autores han investigado estas plántulas como genetes y sólo algunos como Gavin y Peral 1999; Streitwolf-Engel *et al.* 1997; Pulliam 1996; Gartner 1989 y Mitton Grant 1980, han prestado atención a los rametes, especialmente en árboles pertenecientes al grupo de las dicotiledóneas. En este caso *W. uxpanapensis* es un árbol gigante del dosel, que llega a alcanzar hasta 45 m de altura, y está en la Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes.

Por otra parte, una limitación del uso de especies nativas en reforestación es que su información, se limita a aspectos botánicos y dendrológicos (Aren 1956; Pennington y Sarukhan 1968; Holdridge y Poveda 1975; Zamora 1989). En la mayoría de especies tropicales existe desconocimiento de patrones de distribución y comportamiento de poblaciones en el bosque, así como biología de la reproducción, comportamiento sucesional y estructura vertical (Vílchez 1993).

Así, la presente investigación incluye el estudio de la supervivencia, crecimiento y dispersión de rametes de *Warszewiczia uxpanapensis*, especie nativa que además es aprovechada en la industria maderera del país.

MATERIALES Y MÉTODOS

Esta investigación se llevó a cabo en la Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes (RBAMB), ubicada en la Cordillera de Tilarán, Costa Rica, en las coordenadas 84°40' N a 84°35'; 10° 15' a 10° 10', de enero del 2000 a diciembre del 2001. La zona de vida es bosque pluvial premontano de acuerdo con el mapa de Bolaños y Watson (1993), con una precipitación total de 3500 mm y temperatura promedio de 21 °C (Brenes 1999).

Con el fin de determinar la tasa de supervivencia de rametes potenciales (rp) se marcaron previamente 51, en una parcela establecida de 1 ha, con adultos de *W. uxpanapensis* (Reg No.58474 USJ). La parcela se encuentra a 1200 m.s.n.m, en dirección Noroeste de la Estación Biológica y atravesando el Río San Lorencito, con fuertes pendientes y a una altitud de 850 mnsnm. Esta parcela fue dividida en subparcelas de 10m x 10 m, para facilitar la ubicación de los individuos de la especie en estudio y rametes, así como su conteo y observación.

Se definieron los rametes potenciales (rp) como aquellos brotes aéreos presentes en ramas o árboles caídos, que les correspondiera un anclaje (o raíz que penetraba en el suelo), pero que todavía permanecía unido a su rama o tronco. Si el brote aéreo no poseía raíz que llegara al suelo, no se registró como rp. A los rp se les enumeró como 1a, 1b... si ocurrían en la misma rama o tronco caído.

Para determinar la supervivencia y crecimiento de los rametes, se les observó cada 40 días en promedio (un total de 16 observaciones) y se les midió cada vez su longitud o altura (con cinta métrica desde el nivel del suelo hasta el último par de hojas), según correspondiera, DAP (diámetro a la altura de pecho), DAB (diámetro a la base del ramete; para aquellos rametes menores a 1,3 m de altura y fueron medidos con vernier), según correspondiera y número de anclajes (NA). Además, se anotaron aquellos que murieran o se independizaran (o cuando la rama en la que estaba se quebraba y de esta forma conformaba un nuevo individuo, con probabilidades de alcanzar edad madura o reclutarse para poder reproducirse).

Para determinar la medida de dispersión del ramete en relación con el árbol padre, se tomó la distancia horizontal media del tallo más grueso de la rama desprendida, al árbol padre (ver Fig. 1). Además, estos puntos de ubicación se tomaron como referencia a las coordenadas de las subparcelas para hacer el mapa de distribución de rametes, en el área de estudio.

Con el fin de correlacionar la biomasa de la rama con el número de rp, se registraron tres diámetros de la rama principal, a igual distancia en la rama, así como su longitud. Con estos tres diámetros y la

longitud de la rama, se estimó el volumen de cono truncado y se correlacionaron linealmente con el número de rp/rama (Siegel 1986).

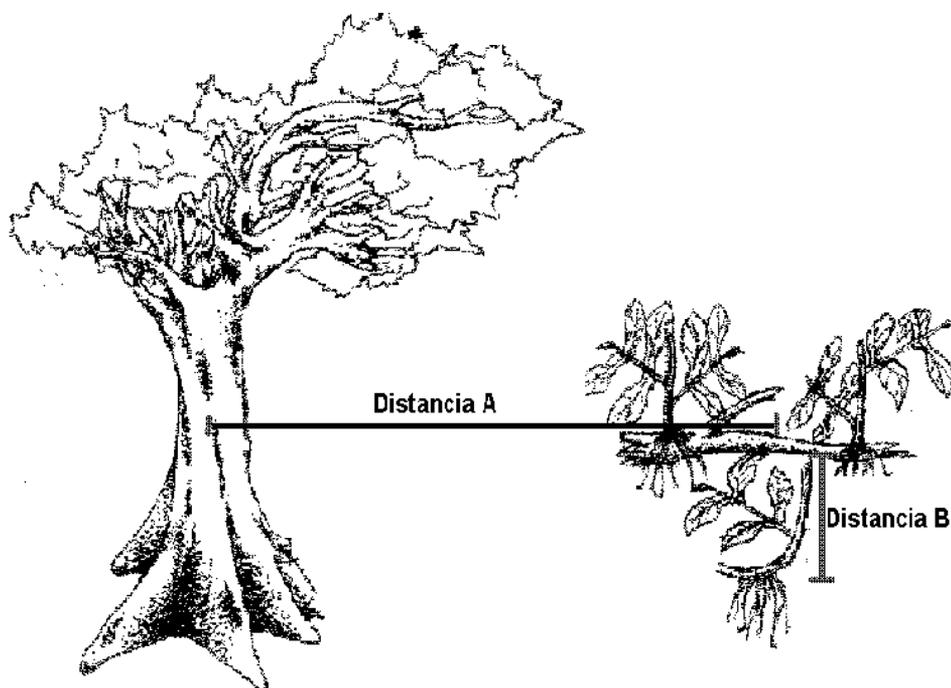


Fig. 1 Medida utilizada para precisar la distancia horizontal de dispersión o propagación del ramete en relación con el árbol padre, a la mitad de la rama caída de *W. uxpanapensis*, RBAMB 2001.

RESULTADOS

En el área de estudio de una hectárea se encontró un total de 51 rp, de los cuales ocho murieron durante la presente investigación, lo que representa un 17,6 % de mortalidad, una media de 8,4 % por año del banco de rametes presentes en el área de investigación. Mientras tanto, se observó que apenas dos rp se independizaron, un 3,9 %, los cuales potencialmente pueden tiempo después formar adultos.

Así, los rametes que murieron o se independizaron no fueron considerados para calcular crecimiento, sino para calcular la mortalidad o el reclutamiento, respectivamente. Esta especie presentó cinco formas de propagarse vegetativamente (Fig. 2). En esta parcela se observó propagación vegetativa 1a, 1d y 1e. En la misma figura 2, además, se propone el

ciclo de vida de *W. uxpanapensis* y sus dos formas alternativas de reproducción: la sexual (vía semillas) y la asexual (propagación vegetativa vía rametes, para la producción posterior de clones)

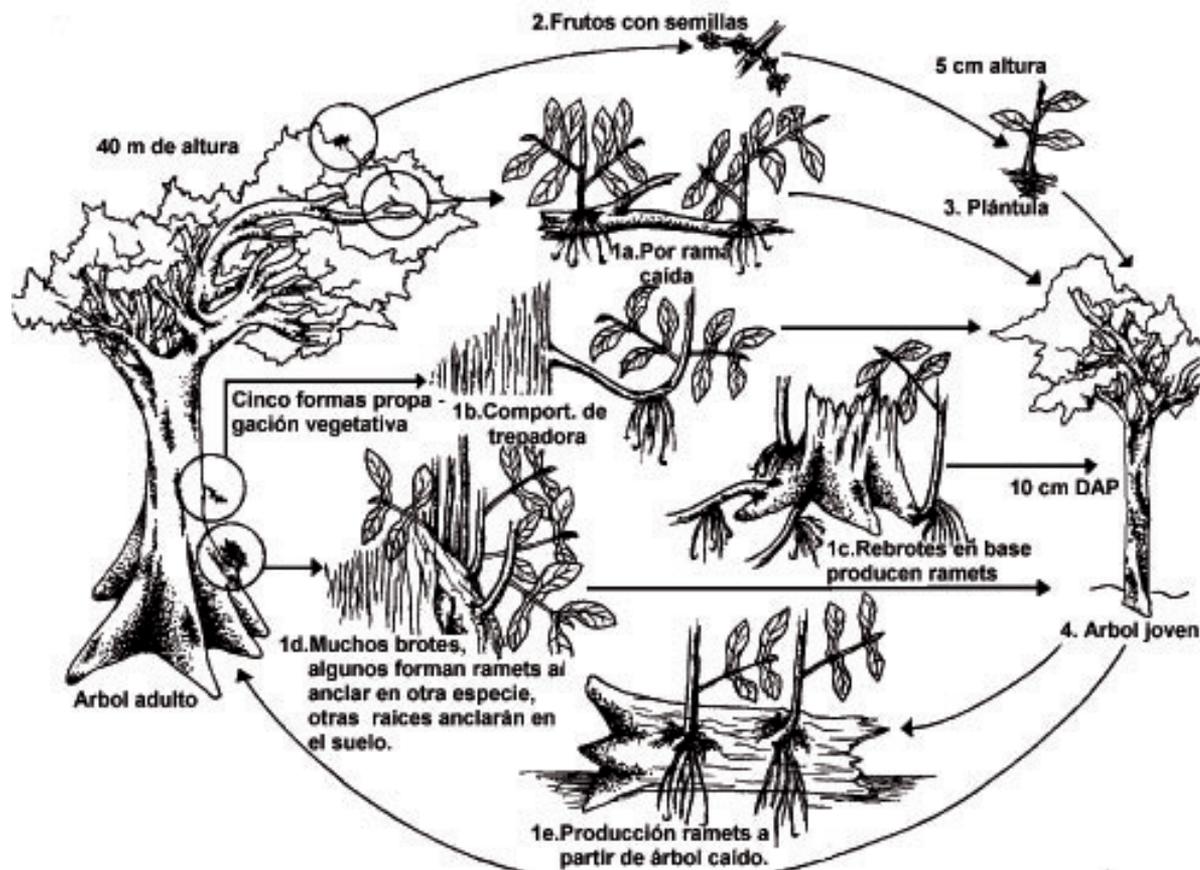


Fig. 2. Representación de la estrategia de regeneración de *W. uxpanapensis*, observada en la Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes. Obsérvense las cinco formas de propagación vegetativa, como alternativas a la reproducción sexual. 2000 al 2001 (Tomado de Brenes y Di Stéfano 2006).

En la Fig. 3 se puede apreciar que el crecimiento promedio de los diámetros de los ramets (DAP o DAB, según correspondiera, $n: 51$) ocurrió con mayor intensidad de la observación 1 a la 3. No obstante, este crecimiento no siempre se dio, por el contrario, en algunos de los casos se puede notar un decrecimiento, de la observación 3 a la 5. Incluso, en algunas de las observaciones, este crecimiento tendió a ser constante (de la 5 a la 6). El promedio de promedios de diámetros fue de 0,86 cm (DE: 0,15) y una varianza de 0,02. (t student de 0,59, significativa, 15 g.l. $P < 0,05$).

En la Fig. 4 se puede apreciar que en la mayoría de las observaciones, las alturas aumentaron en promedio ($n: 51$), pero en otro caso también disminuyeron, de la observación 1 a la 2. Luego, el crecimiento fue en

promedio bajo. Así, el promedio de promedios de alturas fue de 0,99 m (DE: 0,15) y una varianza de 0,02. (t student de 0,39, s., 15 g.l. $P < 0,05$).

La asociación lineal de diámetro y altura fue de $r: 0,59$, ns ($n: 16$, $p < 0,05$).

Durante el período de estudio se contabilizaron un total de 18 ramas nuevas desprendidas de 18 individuos diferentes que cayeron dentro de la hectárea en estudio. La longitud de las ramas varió desde 0,71 hasta 6,7 m y un promedio 3,62 m. Se observó que con la caída de las ramas se puede abrir un claro en el bosque que alcanza hasta 20 m de diámetro, que permite la entrada directa de luz y que probablemente posibilita y estimula el rebrote de las ramas. Estas nuevas ramas de *W. uxpanapensis*, produjeron de 5 a 38 brotes aéreos por rama ($x: 15$, $n: 18$).

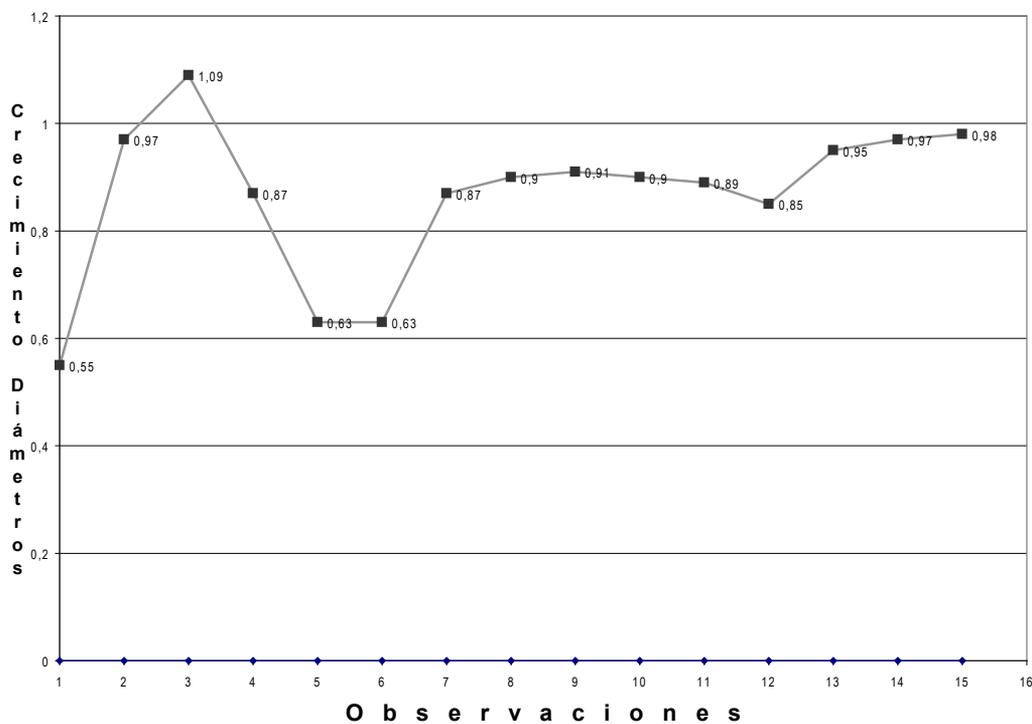


Fig. 3. Promedio de crecimiento (n: 43, no incluye los que murieron) del diámetro en cm de rametes de *W. uxpanapensis* durante dos años. RBAMB, enero del 2000 a diciembre del 2001.

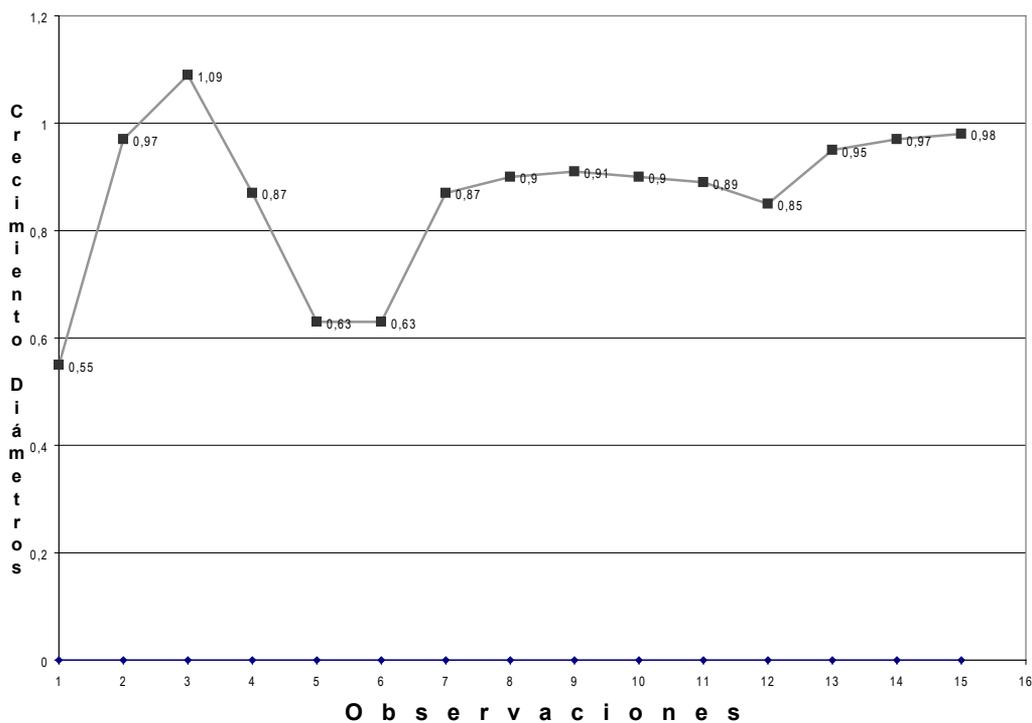


Fig. 4. Promedio de crecimiento (n: 43) de la altura en cm de rametes potenciales de *W. uxpanapensis* durante dos años. RBAMB, enero del 2000 a diciembre del 2001.

Además, se determinó que 52 del reservorio total de brotes aéreos (producidos a partir de ramas caídas) se desarrollaron en rp (o a producir raíces que correspondían a los brotes aéreos y lograron anclar), lo cual duplicó el número de rp en un lapso de dos años con probabilidades de independizarse y formar un individuo. Estos nuevos rp tenían una altura promedio de 50,8 cm y un diámetro promedio a la base (DAB) de 0,43 cm.

La distancia media de dispersión que se encontró por medio de ramas caídas fue de 15,07 m (n: 44, ámbito de 0 a 32 m, Fig. 1), durante este estudio. Por su parte, la distribución de los rametes que se investigaron se puede observar en la Fig. 5.

Por otra parte, la correlación entre el volumen de cono truncado de ramas caídas y el número de rametes encontrado fue de $r: -0,07$ (n= 51, $p < 0,05$, ns) y de volumen de ramas desprendidas y número de anclaje fue de $r: -0,005$ (ns).

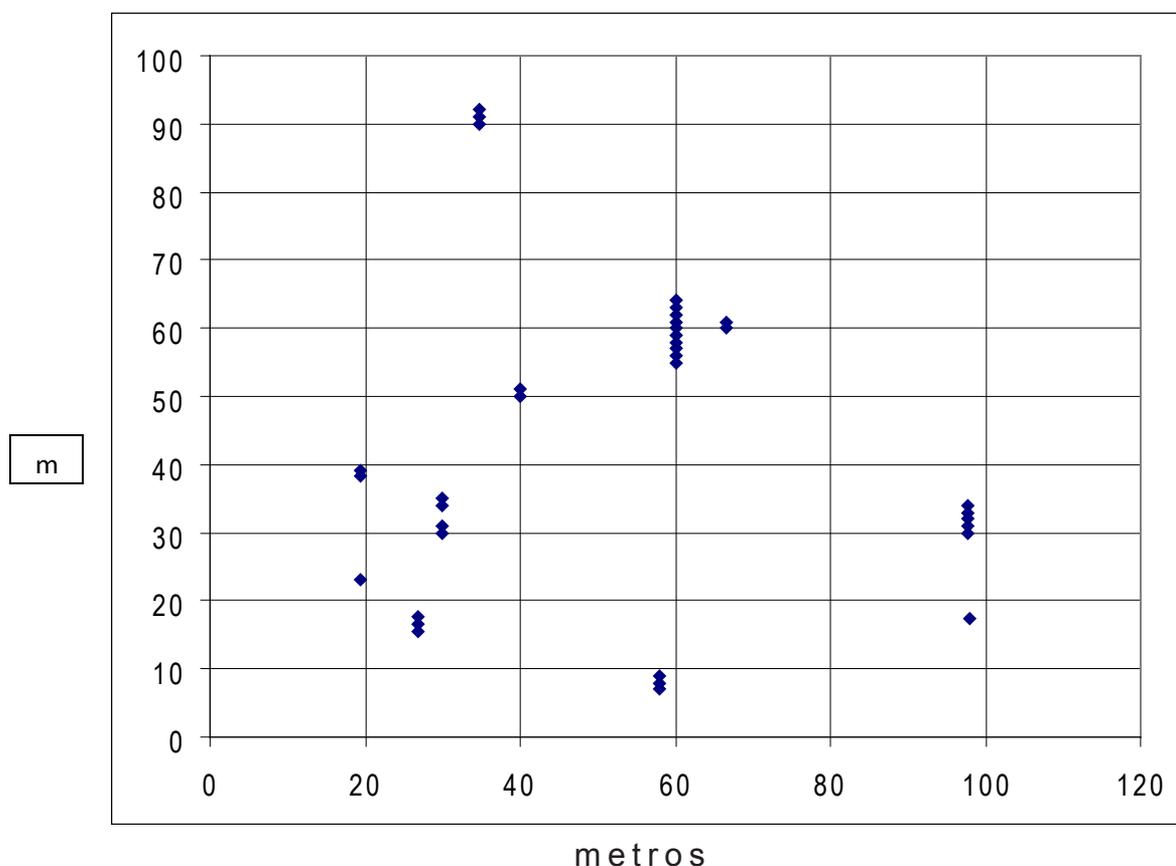


Fig. 5. Mapa de distribución de rametes potenciales de *W. uxpanapensis*, observados de enero del 2000 a diciembre del 2001, en la hectárea de estudio en la Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes.

DISCUSIÓN

El 8,4 % anual promedio de mortalidad de los rametes potenciales puede deberse, entre otros factores, a que esta especie parece tener requerimientos altos de luz. Cuando el ramete logra establecerse en los claros del bosque, provocado por la caída de ramas, ya se han cerrado los claros total o parcialmente por

el crecimiento de otras especies, por lo que la luz casi no logra alcanzar los estratos inferiores del bosque montano pluvial, donde están presentes los rametes de *W. uxpanapensis*.

La mayoría de los árboles que llegan a alcanzar el dosel en bosques tropicales húmedos y muy húmedos, requieren de la existencia de una apertura en el dosel para que se puedan regenerar (Denslow 1980; Clark y Clark 1987; Vázquez Yanes y Orozco Segovia 1987). Otros autores agregan que las especies en regeneración se distinguen por el tamaño del claro y el micrositio dentro del claro donde pueden regenerarse (Hartshorn 1978; Whitmore 1974; Denslow 1980; Foster y Brokaw 1982).

La mortalidad de rametes puede compararse con la del banco de plántulas de muchas especies de árboles, como también lo señalan Gavin y Pearl (1999) y posiblemente debe esperarse que los procesos denso-dependientes ocurran también en rametes e influyan en el reclutamiento de las plántulas. Streitwolf *et al.* (1997) determinaron que los rametes de hierbas *Prunella vulgaris* y *P. grandiflora* fueron altamente dependientes de los efectos de micorrizas para su crecimiento, en un invernadero con suelos estériles e inoculados con los hongos *Glomales spp.* Alpert (1996) estudió los efectos aparentes de compartir nutrientes como ocurre en rp de *W. uxpanapensis*, en los rametes de *Fragaria chiloensis*, una hierba de las dunas de California, y encontró una biomasa total mayor en rametes jóvenes que en los de mayor edad.

En este caso pareciera que en los estadios tempranos, la mortalidad de la especie tiende a ser mayor que en los estadios posteriores, de forma tal que esta estructura de población dibuja una curva en forma de "J" invertida que indica ser una población saludable.

De las cinco formas de propagación vegetativa en la Fig.2 y observada durante el proceso de investigación, solo se conocía con anterioridad por otros autores, en otras especies, una de ellas que es por la caída de ramas. La plasticidad morfológica que presenta la especie es sorprendente y de esta forma tiene varias posibilidades de aumentar su número de individuos en el bosque sin reproducirse sexualmente, por semillas. No obstante, es posible que la variabilidad genética de la especie sea baja y resulta importante conocer cuántos genes pueden estar presentes en una población como la que se estudió.

Las dimensiones de los rametes de esta especie en cuanto a DAP, en promedio, variaron significativamente entre la población en estudio (t student de 0,59, significativa, 15 g.l. $P < 0,05$), lo que refleja que probablemente los rametes tienen diferentes edades o crecimientos también diferentes, como también se confirmó en esta investigación. Además, los diámetros de los rametes son sumamente

delgados, apenas alcanzaron 0,86 cm, y en dos años de observación los tallos se engrosaron muy poco.

En la Fig. 4 se aprecia que los rametes potenciales observados durante el presente estudio crecieron en altura en tres ocasiones y decrecieron en promedio en dos momentos. Esta disminución en promedio de las alturas de los rametes podría deberse a que los rp aún permanecen unidos a la rama que los originó, por lo que aún puede existir competencia por nutrientes y con el tiempo empiezan a ser escasos. Esto posiblemente provoca que algunos de los meristemos apicales en rp se marchitaran, y por tanto, se observa esa pérdida de altura durante algunos períodos.

Los rp parecen crecer lentamente, al menos mientras son parte de la rama, tal vez invierten poca energía en desarrollar diámetro y altura y más bien la utilizan en desarrollo y crecimiento de raíces. Barnes (1969), Mitton y Grant (1980) y Sakai y Sharik (1988) han estudiado especies de álamos *Populus spp.* que se distribuyen desde las montañas mexicanas hasta Alaska y que se reproducen por rametes a partir de raíces, de las que brotan "chupones" y cuando los rametes se establecen, las raíces que lo unen al clon se pudren y conforman su propio sistema radicular, y es en este período crítico que también ocurre mortalidad relativamente alta.

Asimismo, los rametes potenciales pueden sufrir daños como herbivoría, daños mecánicos o la aparición de hongos, semejante a lo que ocurre en plántulas originadas por semillas; en observaciones previas en *W. uxpanapensis* se había determinado la presencia de estos daños (Brenes y Di Stéfano 2006). Hubbel (1987) indica que en estos procesos puede darse la depredación por insectos o patógenos en plántulas.

Las medidas de alturas de los rametes también variaron de manera significativa, en promedio fue de 0,99 m (DE: 0,15) y una varianza de 0,02. (t student de 0,39, s., 15 g.l. $P < 0,05$). Así, los rametes en general pueden alcanzar grandes alturas relativas si se comparan con los diámetros. De este modo, los rametes tienden a ser altos pero de tallos muy delgados ($r: 0,59$, ns.).

La cantidad de ramas desprendidas de *W. uxpanapensis* en esta investigación fue de 18 en una hectárea de estudio, lo que muestra dinamismo en la especie, si se considera que las ramas rebrotaron con 5 y hasta 38 brotes aéreos en estos claros, para la formación posterior de rametes. Gavin y Pearl (1999) indican que *Tetramerista glabra*, árbol del dosel en bosque lluvioso en Sumatra, Borneo y la

Península de Malay, presenta también propagación por rametes, pero de 4 rebrotes en tallos a la sombra y de 2,2 en claros.

Es importante que el reclutamiento observado de rp fuera alto, o sea, duplica la población estudiada. No obstante, se ha notado que esta especie sufre un momento crítico que ocurre posterior a la aparición de brotes radiculares en donde la mortalidad es alta. Por tanto, se podría esperar que de esos nuevos rp lleguen a sobrevivir pocos.

Un dato destacado es que la distancia máxima observada de dispersión por ramas fue de hasta 32 m, lo que ofrece una oportunidad para propagarse a una distancia importante desde el árbol padre. Debe considerarse que la pendiente y la cobertura de la copa son determinantes para alcanzar diferentes distancias de dispersión, por lo que varió de 0 a 32 m. Harada, Kawano y Iwasa (1997) afirman que entre más distante sea la distribución del ramete del árbol padre, más importante es la reproducción vegetativa.

No se encontró una asociación entre la cantidad de biomasa disponible (volumen de cono truncado) con la cantidad de brotes aéreos y radiculares presentes en los rametes registrados. Di Stéfano y Brenes (1966-1967) tampoco encontraron asociación entre biomasa disponible en tres clases diferentes de estacas de *W. uxpanapensis* con el número de brotes aéreos, aunque sí una alta variabilidad en el número de brotes en estacas. Además de la biomasa y la forma de corte, las diferencias en el número de brotes pueden deberse también a la concentración de nutrientes, carbohidratos y reguladores de crecimiento, edad, estado fenológico y las condiciones microambientales (Momose 1978, Reuvine *et al.* 1990). Otro de los factores que podrían afectar sensiblemente el éxito de los rametes y, en especial, la rizoogénesis podría ser la luz y la humedad (Mesén *et al.* 1992).

La distribución de los rametes fue agrupada (Fig. 5), probablemente debido al tipo de propagación vegetativa. Harada, Kawano y Iwasa (1997) y Gavin y Pearl (1999) estiman que las plantas producidas vegetativamente tienen una tendencia a encontrarse cerca del árbol padre, mientras que las semillas tienen un ámbito de distribución más grande. En el caso de *W. uxpanapensis* fue evidente observar restos de ramas donde estuvieron creciendo o conexiones subterráneas entre rp, lo que provoca la aparición de estos en la proyecciones perpendiculares de las copas o muy cerca de estas.

AGRADECIMIENTOS

Deseo externar mi agradecimiento a Rónald Sánchez Porras, quien me ayudó en las labores de campo, así como a mis asistentes Eyleen Zúñiga e Ismael Guido. A la Sede de Occidente y Vicerrectoría de Investigación de la Universidad de Costa Rica y por medio del Programa de Investigaciones del Bosque Premontano, se contó con financiamiento para realizar esta investigación.

BIBLIOGRAFÍA

- Alen, P.H. 1956. *The rain forest of Golfo Dulce*. University of Florida Press. 417p.
- Alpert, A. 1996. *Nutrient sharing in natural clonal fragments of *Fragaria chiloensis**. Journal of Ecology 84: 395-406.
- Barnes, B.V. 1969. *Natural variation and delineation of clones of *Populus tremuloides* and *P. grandidentata* in northern lower Michigan*. Silvae Genet. 18: 130-142.
- Begon, M. y M. Mortimer. 1992. *Population ecology, a unified study of animals and plants*. Blackwell Publications. 220 p.
- Begon, M., J.L. Harper y C.R. Townsend. 1990. *Ecology, individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publications. 944 p.
- Bolaños, R.A. y C.V. Watson. 1993. *Mapa ecológico de Costa Rica, según el sistema de clasificación de zonas de vida del mundo de L.R. Holdridge*. Centro Científico Tropical, San José, Costa Rica.
- Brenes Cambronero, L. 1999. *Autoecología de *Elaeagia uxpanapensis* D. Lorence (Rubiaceae) en la Reserva Biológica Alberto Manuel Brenes, San Ramón, Costa Rica*. Tesis de Maestría. Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica. 116 p.
- Brenes Cambronero, L. y J.F. Di Stéfano. 2006. *Posible influencia de los rametes en la estructura poblacional y distribución del árbol gigante *Warszewiczia uxpanapensis*, Cordillera de Tilarán, Costa Rica*. Rev. Biol. Trop. 54(4): 1179-1188.
- Clark, D.A. y D. Clark. 1987. *Análisis de la regeneración de árboles del dosel en bosque muy húmedo tropical: aspectos teóricos y prácticos*. Rev. Biol. Trop. 35 (Supl.1): 41-54.
- Cook, R. 1983. *Clonal plant population*. American Scientist: 71: 244-253.

- Denslow, J. 1980. *Gap partitioning among tropical rainforest trees*. Biotropica 12 (Suppl): 47-55.
- Di Stéfano, J.F. y L. Brenes. 1996-1997. *Potencial de propagación por estacas de **Elaeagia uxpanapensis** (Rubiaceae)*. Rev. Biol. Trop. 44(3)/45(1): 605-608.
- Foster, R.B. y N.V. Brokaw. 1982. *Structure and history of the vegetation of Barro Colorado Island*. Pp: 67-82. In: The ecology of a tropical forest, E.G. Leigh, Jr., A.S. Rand y D.M. Windsor. (eds.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Gartner, B.L. 1989. *Breakage and regrowth of **Piper** species in Rain forest understory*. Biotropica 21(4): 303-307.
- Gavin, D. y D. Pearl. 1999. *Vegetative life history of a dominant rain forest canopy tree*. Biotropica 31(2) 288-294.
- Harada, Y., S. Kawano y Y. Iwasa. 1997. *Probability of clonal identity: inferring the Relative success of sexual versus clonal reproduction from spatial genetic patterns*. Journal of Ecology. 85: 591-600.
- Harsthor, G.S. 1978. *Tree falls and tropical forest dynamics*. Pp 617-638. In: Tropical trees as living systems, P.B. Tomlinson y M.H. Zimmerman (eds.). Cambridge Univ. Press, Londres.
- Harper, J.L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, Londres. 892 p.
- Holdridge, L. y L.J. Poveda. 1975. *Árboles de Costa Rica*. Centro Científico Tropical, San José, Costa Rica. 206p.
- Hubbel, S.P. 1987. *La estructura espacial en gran escala de un bosque neotropical*. Rev. Biol. Trop. 35(supl): 7-22.
- Mesén, F., R.B. Leakey y A.C. Newton. 1992. *Hacia el desarrollo de técnicas de silvicultura clonal para el pequeño finquero*. El Chasquí 28, CATIE, Turrialba, Costa Rica. 18p.
- Mitton, J.B. y M.C. Grant. 1980. *Observations on the ecology and evolution on quaking aspen, **Populus tremuloides**, in the Colorado front range*. Amer. J. Bot. 67(2): 202-209.
- Momose, Y. 1978. *Vegetative propagation of Malaysian trees*. The Malaysian Forester 41:219-223.
- Pennington, T.D. y J. Sarukhan. 1968. *Manual para la identificación de los principales árboles tropicales de México*. Commonwealth Forestry Institute, Universidad de Oxford, Inglaterra. 204 p.
- Pulliam, R. 1996. *Sources and sinks: empirical evidence and population consequences*. Pp. 45-69. In: Population dynamics in ecological space and time. O.E. Rhodes, R. Chesser y M.H. Smith (eds.). The University of Chicago Press.
- Reuviné, O., L. Fanger- Vexler y D. Heth. 1990. *The effect of rooting environment, kind and source of cutting on rooting of **Eucalyptus camaldulensis** Dehn*. Commonw. For. Rev. 69:181-189.
- Sakai, A.K. y T.L. Sharik. 1988. *Clonal growth of male and female bigtooth aspen (**Populus grandidentata**)*. Ecology 69(6): 2031-2033.
- Siegel, S. 1986. *Estadística no paramétrica*. Editorial Trillas, México D.F. 344 p.
- Streitwolf-Engel, R., T. Boller, A. Wiemken y I.R. Sanders. 1997. *Clonal growth traits of two **Prunella** species are determined by co-occurring arbuscular mycorrhizal fungi from a calcareous grassland*. Journal of Ecology 85: 181-191.
- Taylor, C.M. 2001. *Rubiacearum Americanarum Magna Hama Pars IV: New Taxa and combinations in **Elaeagia** and **Warszewiczia** (Rondeletieae) from Mexico, Central America and Colombia*. Novon 11: 274-279.
- Van der Meer, P.J. y F. Bongers. 1996. *Patterns of tree fall and branch fall in a tropical rain forest in French Guiana*. J. Ecol. 84: 19-29.
- Vázquez-Yanes, C. y A. Orozco Segovia. 1987. *Fisiología ecológica de semillas en la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtla", Veracruz, México*. Rev. Biol. Trop. 35(Supl.1): 85-86.
- Vílchez, B. 1993. *Estudio del comportamiento de la población de **Peltogyne Purpurea** (Pittier) en un bosque intervenido de la Península de Osa, Costa Rica*. Perfil de proyecto. Instituto Tecnológico de Costa Rica. Cartago, Costa Rica. Trabajo mimeografiado. sp.
- Whitmore, T.C. 1974. *Change with time and the role of cyclones in tropical rain forest On Kolombangara, Solomon Islands*. Commonwealth Forestry Institute Paper, No. 46, University of Oxford, England. 46 p.
- Zamora Villalobos, N. 1989. *Flora arborecente de Costa Rica*. Editorial Tecnológica de Costa Rica, Cartago, Costa Rica. 205p.